

中华蜜蜂咽下神经节的结构和胚后发育

李兆英

(陕西教育学院生物科学与技术系, 西安 710061)

摘要: 咽下神经节是昆虫腹神经索的第一个复合神经节, 主要调节口器附肢的活动。本研究通过形态解剖、BrdU免疫组织化学等技术, 对中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 咽下神经节的组织结构和胚后发育过程进行了比较研究。结果表明: 中华蜜蜂的咽下神经节由上颚、下颚和下唇 3 个神经节组成。在胚后发育过程中, 细胞增殖的活跃期主要集中在预蛹和蛹发育的第 1 天, 增殖活动一直持续到蛹发育的第 4 天结束。根据神经胶质细胞的位置和形态, 咽下神经节中的神经胶质可分为 3 种类型——表面神经胶质、皮层神经胶质和神经纤维网神经胶质。本研究为蜜蜂神经系统的发育和功能研究提供了理论基础。

关键词: 中华蜜蜂; 咽下神经节; 胚后发育; 神经胶质; 免疫组织化学

中图分类号: Q962 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2012)06-0676-08

Organization and postembryonic development of the suboesophageal ganglion in the Chinese honeybee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae)

LI Zhao-Ying (Department of Biological Science and Technology, Shaanxi Institute of Education, Xi'an 710061, China)

Abstract: The suboesophageal ganglion (SOG) receives sensory projections from the nerves of the mouthparts and gives rise to motoneurons that supply muscles of the mouthparts. The anatomical organization and postembryonic development of the SOG in the Chinese honeybee, *Apis cerana cerana*, was comparatively studied by using anatomy and immunohistochemical method (5-bromo-2-deoxyuridine, BrdU incorporation). The results showed that the SOG of the honeybee is composed of mandibular, maxillary and the labial neuromeres. During postembryonic development of the SOG, extensive proliferation in the SOG could be detected only within a narrow time window from prepupa to day 1 of pupal development during metamorphosis. Proliferative nuclei disappeared during day 4 of pupal development. In the SOG of *A. cerana cerana*, glial cells can be classified into three categories based on the position of their cell bodies, and cell morphology: surface associated glia, cortex associated glia and neuropil associated glia. This study provides an essential foundation for studying development and function of nervous system of honeybees.

Key words: *Apis cerana cerana*; suboesophageal ganglion; postembryonic development; glia; BrdU

咽下神经节(suboesophageal ganglion, SOG)是昆虫腹神经索(ventral nerve cord)的第一个复合神经节, 位于咽喉的腹面, 由颚节即第 2~4 体节(上颚节、下颚节和下唇节)的 3 对神经节合并而成。由它发出的神经主要通至上颚、下颚、下唇、舌、唾管和颈部肌肉等处。咽下神经节既是口器附肢活动和协调的中心, 又能显著地影响虫体的活动, 并对胸部神经节的神经中心具有刺激作用(彩万志等, 2001)。

组成昆虫的咽下神经节的 3 对神经节从前到后依次是上颚神经节(mandibular neuromere, man)、下颚神经节(maxillary neuromere, max)和下唇神经节(labial neuromere, lab)(Kerkut and Gilbert, 1985)。蝗虫 *Locusta* 的 SOG 结构中就具有上颚、下颚和唇神经连锁(Tyrer and Gregory, 1982)。Breibach 和 Urbach(1996)对黄粉虫 *Tenebrio molitor* 咽下神经节的胚胎和胚后发育过程进行了比较研究, 证明了咽下神经节同胸部神经节在结构上具有

基金项目: 陕西省教育厅科技计划项目(11JK0618)

作者简介: 李兆英, 女, 1971 年生, 山东青州人, 博士研究生, 副教授, 研究方向为昆虫生理及发育, E-mail: apis2002@yahoo.com.cn

收稿日期 Received: 2012-03-18; 接受日期 Accepted: 2012-05-15

同源性。Rehder 等(1987)利用免疫组织化学方法对蜜蜂 *Apis mellifera* 的 SOG 和触角叶进行了比较研究,在蜜蜂的 SOG 中标记到了 3 对连续同源的神经元。Tyrer 和 Gregory(1982)对 3 种蝗虫 *Chortoicetes terminifera*、*Schistocerca gregaria* 和 *Locusta migratoria migratorioides* 咽下神经节和胸部神经节的神经组织学结构的比较研究表明,蝗虫的咽下神经节具有大颚、小颚和下唇 3 对神经节,并且这 3 个种类神经节的基本结构类似。

本研究通过形态解剖、BrdU 免疫组织化学(5-bromo-2-deoxyuridine incorporation, BrdU)等技术,对中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 咽下神经节的组织结构和胚后发育过程进行了比较研究,为昆虫神经系统的结构和功能研究提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验所用中华蜜蜂工蜂的幼虫、蛹和成虫均购自西安大峪中华蜜蜂养殖基地。幼虫(larva, L)共 5 龄(L1-L5),根据戴氏定律(Dyar's law),每一头幼虫的龄期通过测量头壳的宽度来决定;预蛹(prepupa, PP)期 2 d;蛹(pupa, P)期约 9 d(P1-P9)。

1.2 组织化学

中华蜜蜂工蜂 1-5 龄幼虫、预蛹、1-9 d 蛹和成虫各 3~5 头,取头部,4%多聚甲醛 4℃固定过夜。50%,70%,80%,90%,95%和 100%梯度酒精脱水,二甲苯透明,石蜡包埋,脑部横向或纵向连续切片,切片厚度 5~7 μm,切片裱于涂有多聚赖氨酸的载玻片上,烘干备用。切片脱蜡后复水,苏木精-伊红染色(hematoxylin-eosin staining, HE 染色)或甲苯胺蓝染色(toluidine blue),Olympus(BX-51)显微镜观察拍照。

1.3 BrdU 掺入免疫组织化学

1.3.1 BrdU 掺入处理:中华蜜蜂工蜂 1-5 龄幼虫、预蛹、1-9 d 蛹和成虫各 3~5 头。1-4 龄幼虫用浓度为 25 mg/mL 的 BrdU(B9002, Sigma)混合溶液(水和蜂王浆以 1:1 比例混合)饲喂;5 龄幼虫、预蛹和蛹,从触角下方直接注射约 3 μL 浓度为 25 mg/mL 的 BrdU。BrdU 结合的时间一般为 8 h。

1.3.2 BrdU 免疫组织化学染色:将 BrdU 处理过的脑用 4%多聚甲醛 4℃固定 8 h。梯度酒精脱水,石蜡包埋,横向连续切片,厚度为 7 μm。切片裱于涂有多聚赖氨酸的载玻片上,烘干备用。

切片常规脱蜡至水;抗原修复, PBS 洗 3 次;3%过氧化氢封闭内源性酶 10 min, TBS 洗 3 次;滴加正常山羊血清封闭液, 37℃ 30 min;滴加小鼠 BrdU 单克隆抗体(1/200)(ab8039, ABCAM),湿盒中 4℃孵育过夜, PBS 洗 3 次。滴加生物素化山羊抗小鼠 IgG, 37℃ 120 min, PBS 洗 3 次;滴加过氧化物酶 37℃孵育 30 min, PBS 洗 3 次;DAB 显色后镜检,中性树胶封片, Olympus(BX-51)显微镜观察拍照。阴性对照以 PBS 代替一抗。

1.4 细胞计数

为了评价咽下神经节发育过程中细胞的增殖情况,对切片上 BrdU 标记的增殖细胞(8 h 掺入)的数量进行计数(7 μm 切片)。计数的范围包括幼虫和蛹发育的各个阶段。通常切片上标记的细胞核的数量同细胞的数量是成比例的,比例系数依赖于切片的厚度,细胞的大小、形状以及核的方位。校正公式为 $C = c[t/(t+d)]$, C 是校正数, c 为原始数, t 为切片厚度, d 是细胞的直径(Abercrombie, 1946)。每一时间点计数 2~4 头蜜蜂的 4~6 个 SOG, 计算其平均数,误差值为标准误(SE)。

2 结果

2.1 中华蜜蜂成虫咽下神经节的结构

中华蜜蜂成虫的 SOG 包括上颚神经节(man)、下颚神经节(max)和下唇神经节(lab)3 个神经节(图 1: A, B, C)。上颚神经节的每侧有 2 个神经元,它们发出突起经由上颚神经连锁(mandibular commissure)进入对侧的神经节。靠近中线的神经元突起分支向前上升到背侧,围绕在食管周围(图 1: D, E, F)。下颚神经节每侧也有 2 个神经元,它们发出的突起向前越过下颚神经连锁(maxillary commissure)到对侧,形成马蹄形结构。在这个马蹄形神经连锁中包含许多局部中间神经元(local interneurons)和下行中间神经元(descending interneurons)。在下颚神经节中,能看到类似于上颚神经节的神经分支模式。有 2~3 个中侧分支向前投射进入上颚神经节,另一个向后进入下唇神经节(图 1: G, H, I)。下唇神经节的神经元发出突起,穿越神经节中线,形成下唇神经连锁(labial commissure)。中间的投射向上延伸进入下颚神经节,侧面的分支一部分上行,接近下颚神经节,另一个投射转向后部,经颈部神经锁下行进入胸部神经节(图 1: J, K, L)。

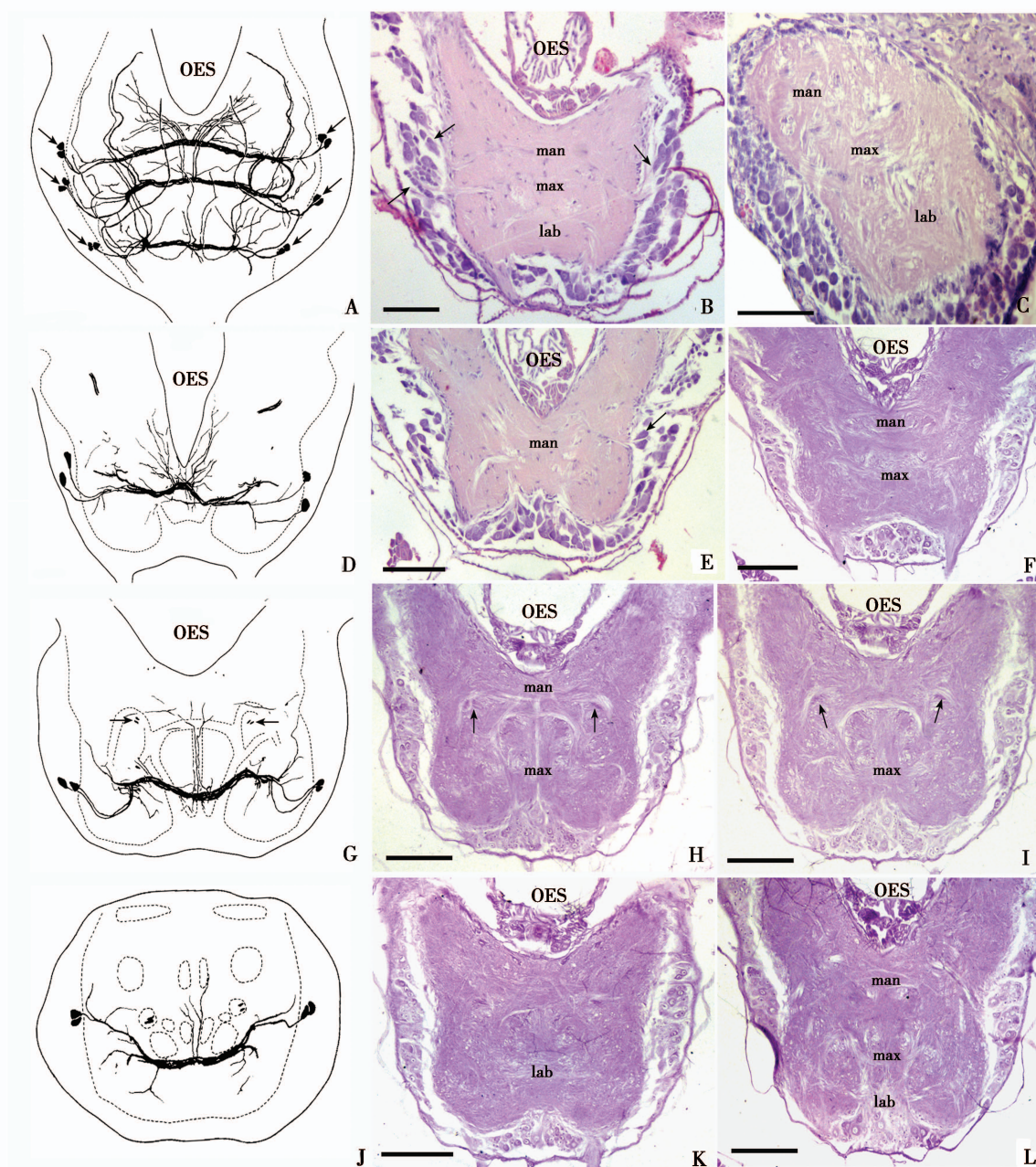


图1 中华蜜蜂成虫咽下神经节的组织结构

Fig. 1 Structural organization of the subesophageal ganglion (SOG) of adult *Apis cerana cerana*

A, D, G, J: 中华蜜蜂 SOG、上颚神经节、下颚神经节和下唇神经节结构模式图, 箭头指示为 3 个神经节两侧的神经元(A)和位于腹侧中间区域的下行中间神经元(G) Schematic representation of SOG, mandibular, maxillary and labial neuromere of *A. cerana cerana*, respectively. The arrows indicate the somata of these neurons in the lateral cortex (A) and descending interneurons in the ventral intermediate tract (G). B, E, F, H, I, K, L: 中华蜜蜂成虫 SOG 的组织结构. 箭头指示为位于侧面皮层内的神经元(B, E)和位于腹侧中间区域的下行中间神经元(H, I) Structural organization of SOG of *A. cerana cerana* adult. The arrows indicate the neurons in the lateral cortex (B, E) and descending interneurons in the ventral intermediate tract (H, I). C: 中华蜜蜂 SOG 的组织结构纵切 Sagittal section through the SOG of adult. OES: 食道 Oesophagus; man: 上颚神经节 Mandibular neuromere; max: 下颚神经节 Maxillary neuromere; lab: 下唇神经节 Labial neuromere. 标尺 Scale bars = 100 μm .

2.2 中华蜜蜂咽下神经节的胚后发育

在刚孵化的 1 龄幼虫 (L1), SOG 中已经具有神经纤维网, 直径约 $115 \pm 5 \mu\text{m}$, 神经纤维网神经胶质在周围标定出它的界线(图 2: A)。在神经节

腹面和侧面的细胞层中, 有几个大型的成神经细胞 (neuroblast, NB), 直径约 $13 \pm 1 \mu\text{m}$ 。BrdU 标记显示, 在这个阶段细胞分裂非常少, 只有个别的亚神经鞘胶质细胞在进行分裂。它们将 SOG 同其他组织

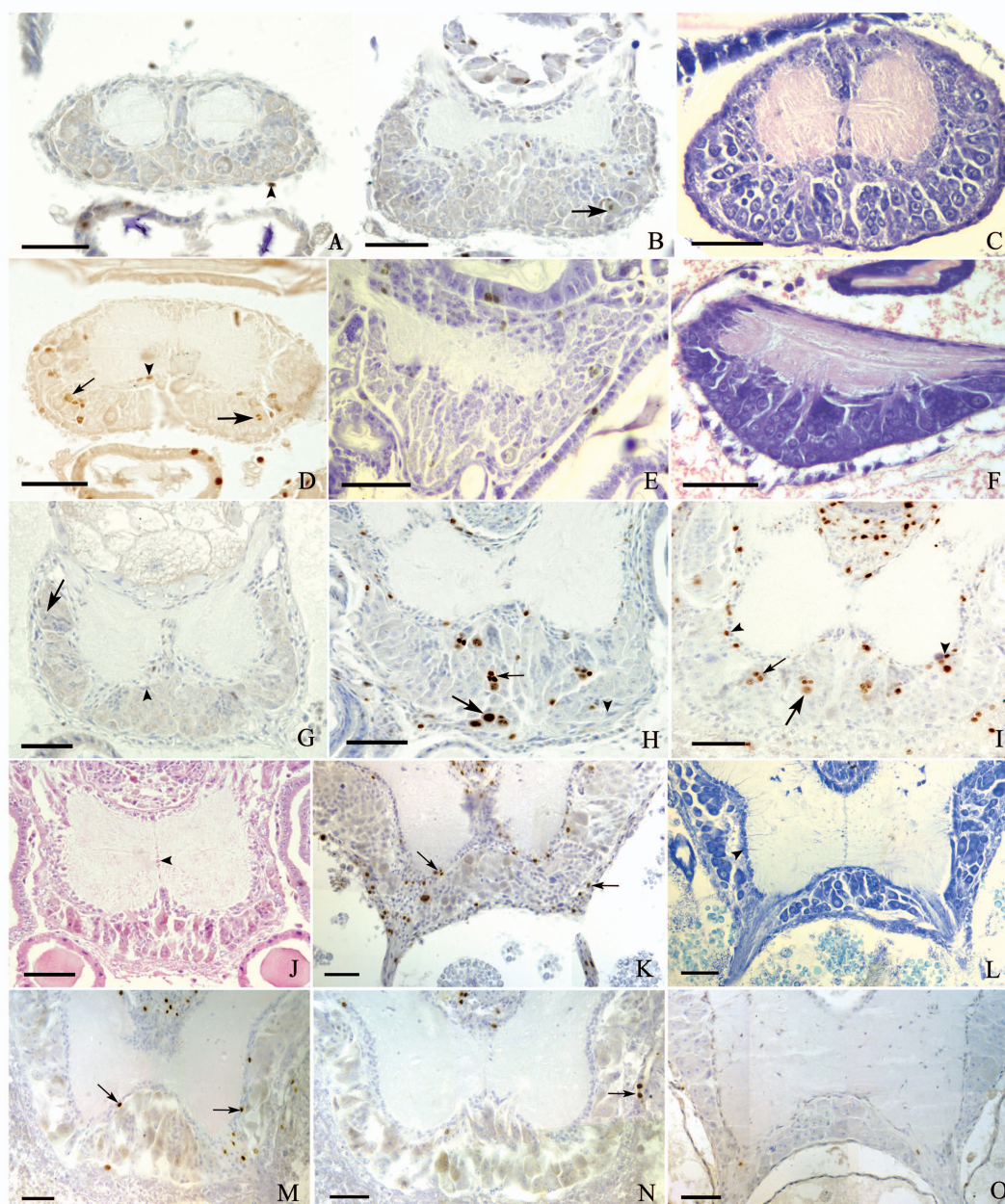


图2 中华蜜蜂咽下神经节的胚后发育

Fig. 2 Postembryonic development of the subesophageal ganglion (SOG) in *Apis cerana cerana*

A: BrdU 标记工蜂 L1 的 SOG, 三角指示为标记的神经胶质 BrdU-labeled SOG of the 1st instar larva. Triangle denotes the labeled glia. B: BrdU 标记工蜂 L2 的 SOG, 箭头指示为大型的成神经细胞 BrdU-labeled SOG of the 2nd instar larva. Arrow denotes the labeled neuroblast. C: 工蜂 L3 SOG 的组织结构 Structural organization of SOG in the 3rd instar larva; D: BrdU 标记工蜂 L3 的 SOG, 粗箭头指示为处于分裂后期的大型成神经细胞, 细箭头指示为标记的神经节母细胞, 三角指示为标记的神经纤维网神经胶质 BrdU-labeled SOG of the 3rd instar larva. Thick arrow denotes the neuroblast in mitosis anaphase; Thin arrows denote the labeled ganglion mother cell; Triangle denotes the labeled neuropil-associated glial. E: BrdU 标记工蜂 L3 SOG 的纵切, 显示了 3 个融合在一起的神经节 Sagittal section through SOG of the 3rd instar larva, showing the SOG with three fused neuromeres. F: 工蜂 L3 SOG 的组织结构纵切 Sagittal section through SOG of the 3rd instar larva. G: 工蜂 L4 的 SOG, 箭头指示为处于分裂中期的成神经细胞, 三角指示为细胞体神经胶质 The SOG of the 4th instar larva. Arrow denotes the neuroblast in mitosis metaphase. Triangle denotes the cell body glia. H: BrdU 标记工蜂 L5 的 SOG, 粗箭头指示为标记的成神经细胞, 细箭头指示为标记的神经节母细胞, 三角指示为细胞体神经胶质 BrdU-labeled SOG of the 5th instar larva. Thick arrow denotes the labeled neuroblast; Thin arrows denote the labeled ganglion mother cell; Triangle denotes the cell body glia. I: BrdU 标记工蜂 PP 的 SOG, 粗箭头指示为标记的成神经细胞, 细箭头指示为标记的神经节母细胞, 三角指示为标记的神经胶质 BrdU-labeled SOG of prepupa. Thick arrow denotes the labeled neuroblast; Thin arrows denote the labeled ganglion mother cell; Triangles denote the labeled glial. J: 工蜂 PP SOG 的组织结构, 三角指示为中线神经胶质 Structural organization of prepupa SOG. Triangle denotes the midline glia. K: BrdU 标记工蜂 P1 的 SOG, 箭头指示为标记的神经胶质 BrdU-labeled SOG of 1 d-old pupa. Arrows denote the labeled glials. L: 甲苯胺蓝染色显示工蜂 P2 SOG 的组织结构, 三角指示为类星形神经胶质 Toluidine blue staining shows the structural organization of SOG of 2 d-old pupa. Triangle denotes the astrocyte-like glia. M: BrdU 标记工蜂 P3 的 SOG, 箭头指示为标记的神经胶质 BrdU-labeled SOG of 3 d-old pupa. Arrows denote the labeled glials. N: BrdU 标记工蜂 P5 的 SOG, 箭头指示为标记的神经胶质 BrdU-labeled SOG of 5 d-old pupa. Arrow denotes the labeled glial. O: BrdU 标记工蜂 P7 的 SOG BrdU-labeled SOG of 7 d-old pupa. 标尺 Scale bars = 50 μ m.

分隔开(图 2: A)。

L2 时, BrdU 标记的细胞逐渐增加, 成神经细胞的活动也逐渐活跃, 在它们的下部朝向神经纤维网的方向, 有成串的小的子代细胞(图 2: B)。神经纤维网的直径增加到 $126 \pm 2 \mu\text{m}$ (图 3)。到 L3, 细胞增殖频率明显增加(图 4), BrdU 标记到处于分裂后期的成神经细胞, 并且在成神经细胞的周围以及神经纤维网周围都有神经节母细胞和神经纤维网神经胶质细胞在活跃分裂(图 2: C, D)。从 SOG 纵切图显示, 上颚、下颚和下唇神经节已经融合在一起, 每个神经节内都有成团的细胞发出突起穿过神

经胶质层进入神经纤维网, 并且形成纵行神经索同胸部神经节相连(图 2: E, F)。L4 时, SOG 神经纤维网的直径以已增加到 $173 \pm 4 \mu\text{m}$ (图 3), 成神经细胞被挤到皮层边缘, 依然能观察到细胞的分裂活动(图 2: G)。

到末龄幼虫(L5), SOG 中细胞的增殖活动明显增加(图 4), BrdU 标记到有成神经细胞、神经节母细胞以及神经胶质细胞的分裂增殖活动。并且增殖活跃的区域主要集中在神经节的腹侧区域(图 2: H)。但是神经纤维网的直径增加并不多, 约为 $183 \pm 2 \mu\text{m}$ (图 3)。预蛹期(PP)细胞的增殖情况与

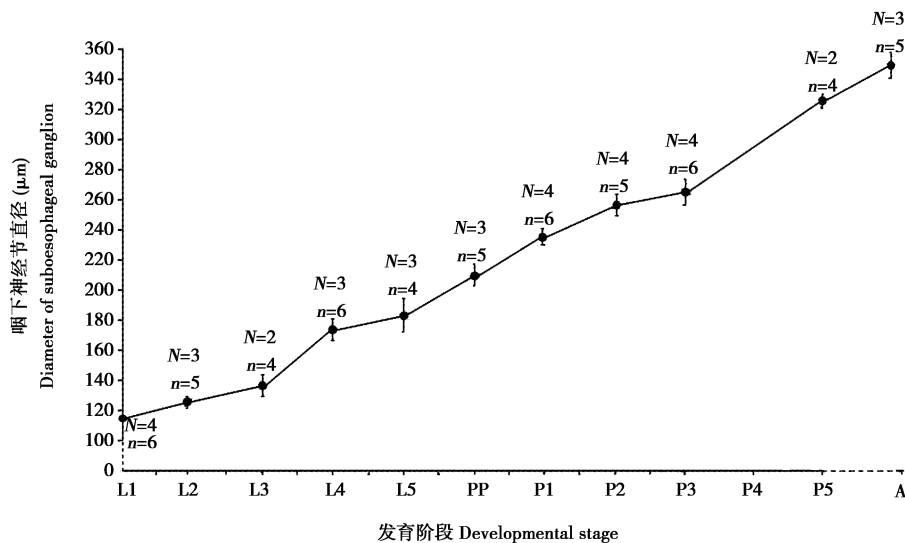


图 3 中华蜜蜂胚后发育过程中 SOG 直径变化图

Fig. 3 The diameter of the subesophageal ganglion (SOG) of *Apis cerana cerana*

N 和 n 分别表示昆虫数量和 SOG 的数量 N and n denote the number of insects and the number of SOG, respectively. L1 – L5; 1 – 5 龄幼虫 1st – 5th instar larva, respectively; PP: 预蛹 Prepupa; P1 – P5; 1 – 5 日龄蛹 Day 1 to day 5 pupa, respectively; A: 成虫 Adult. 下同 The same below.

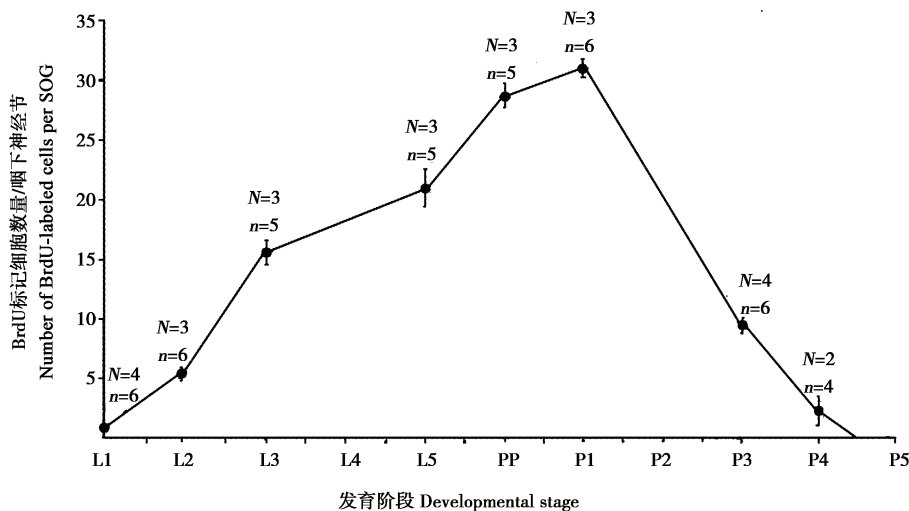


图 4 中华蜜蜂 SOG 胚后发育过程中 BrdU 标记的细胞数量变化图

Fig. 4 Number of BrdU-labeled cells in the subesophageal ganglion (SOG) of *Apis cerana cerana*

L5 相似(图 2: I, J)。P1 时, 增殖细胞的数量持续增加(图 4)(图 2: K)。到 P2, 皮层内细胞体减少, 皮层变薄。神经纤维网神经胶质包裹神经纤维网, 并且一些神经胶质发出突起延伸进入神经纤维网; 在神经纤维网内部开始出现神经元细胞体(图 2: L)。P3 增殖细胞的数量明显减少(图 4), BrdU 仅标记到少量的神经胶质细胞(图 2: M), 到 P5, 仅有个别的神经胶质在分裂增殖(图 2: N)。到 P7 时, 在 SOG 中已经看不到增殖细胞(图 2: O)。在 SOG 的整个胚后发育过程中, 神经纤维网的直径持续增加, 到成虫时大约为 $350 \pm 15 \mu\text{m}$ (图 3)。

3 讨论

3.1 不同昆虫种类咽下神经节结构的比较

咽下神经节是昆虫头部的第一个复合神经节, 中华蜜蜂的 SOG 由上颚、下颚和下唇 3 对神经节组成。在这些神经节中包含许多中间神经元和下行神经元, 可接收来自于口器神经的感觉投射, 并传递到对应的上颚、下颚和唇的运动神经元, 控制口器肌肉活动。在 SOG 的 3 个神经节中, 每侧都有一对神经元, 它们发出的突起越过中部的连锁到对侧的神经节。一些突起会向前、向后延伸, 进入前部和后部的神经节。这些神经投射除了将 SOG 的 3 个神经节相关联外, 还将 SOG 同脑以及胸部的神经节相联系, 协调神经系统中各个部分的神经活动(Kutsch and Breidbach, 1994)。

昆虫在口器类型上的差异, 使咽下神经节的结构略有不同。蝗虫是典型的咀嚼式口器, 其 SOG 的结构同中华蜜蜂相似, 具有明显的上颚、下颚和下唇神经节(Kerkut and Gilbert, 1985)。双翅目昆虫中蝇类为舐吸式口器, 其上颚和下颚大部分消失, 下颚的一部分和下唇融合成喙。Budnik 和 White(1988)将果蝇 *Drosophila* SOG 中 3 条主要的神经分别称为咽神经(pharyngeal nerve), 副咽神经(accessory pharyngeal nerve)和下唇神经(labial nerve)。Kutsch 和 Breidbach(1994)将伏蝇 *Phormia* SOG 中的神经称为上唇额神经(labrofrontal nerve)和下唇神经(labial nerve)。从结构和位置上来看, 上唇额神经以及咽和副咽神经可能与下颚神经同源。

Breidbach 和 Urbach(1996)的研究结果表明, 黄粉虫 *T. molitor* 的咽下神经节、胸部和腹部的神经节中, 具有许多连续同源的结构(serial

homologues), 它们在神经细胞体的位置、轴突的投射、周围神经末梢的分布以及神经化学物质的特征等方面都非常相似。Rehder 等(1987)在蜜蜂 *A. mellifera* 的 SOG 中也标记到了 3 组 6 对连续同源的神经元。中华蜜蜂 SOG 中的细胞体和神经突起也有类似的重复排列。

3.2 不同昆虫种类咽下神经节胚后发育的比较

在中华蜜蜂幼虫发育早期(L1), 神经纤维网的侧面和腹面能够看到大的成神经细胞, 但是 BrdU 并没有标记到细胞的有丝分裂活动, 在细胞的下方也很少看到其子代细胞, 并且成神经细胞含有大量的胞质, 显示了这一时期细胞基本处于静止阶段。直到 3 龄幼虫, 细胞才开始进行增殖活动, BrdU 标记的细胞不仅包括成神经细胞, 还有大量的神经节母细胞。组织学标本显示了成神经细胞进行了典型的不对称分裂, 在它的下方朝向神经纤维网的方向形成小的神经节母细胞。随后神经节母细胞经过活跃的对称分裂, 形成大量的神经细胞。中华蜜蜂 SOG 中神经细胞的这种形成方式也是昆虫神经系统胚后发育过程中神经细胞形成的基本方式(李兆英和奚耕思, 2011)。类似的发育模式在黄粉虫 *T. molitor* 的 SOG 中也能看到(Breidbach and Urbach, 1996)。Scholtz(1992)及 Harzsch 和 Dawirs(1994)分别对淡水螯虾 *Cherax destructor* 和蜘蛛蟹 *Hyas araneus* 腹神经索的发育过程进行观察, 也看到了相似的神经发生模式。但是中华蜜蜂成神经细胞的个体(细胞直径 $13 \pm 1 \mu\text{m}$)明显小于蜘蛛蟹(细胞核直径约 $12 \mu\text{m}$), 这可能是由于动物个体大小差异所造成的。从咽下神经节胚后发育过程中 BrdU 标记的细胞数量变化图(图 4)来看, 中华蜜蜂神经细胞增殖的活跃阶段主要集中在预蛹(PP)到蛹发育的第 1 天(P1), 这个特征同黄粉虫类似(Breidbach and Urbach, 1996), 但是中华蜜蜂细胞增殖活动的持续时间(化蛹后 96 h)明显长于黄粉虫(化蛹后 64 h 时)。

3.3 中华蜜蜂咽下神经节中的神经胶质

在昆虫的中枢神经系统中, 根据神经胶质细胞的位置和形态可分为 3 种主要的类型: 表面关联神经胶质(surface-associated glia)、皮层关联神经胶质(cortex-associated glia)和神经纤维网关联神经胶质(neuropil-associated glia)(Ito *et al.*, 1995)。这 3 种类型的神经胶质在中华蜜蜂的 SOG 中都能看到。

表面神经胶质一般位于昆虫中枢神经系统的外部表面, 它们同神经围膜一起包裹神经系统, 构成

血脑屏障(blood-brain barrier), 控制神经系统同周围环境之间的物质交换(Schwabe *et al.*, 2005; Stork *et al.*, 2008)。中华蜜蜂的表面神经胶质又分为 2 种类型: 神经鞘(perineurial glia)和亚神经鞘神经胶质(subperineurial glia)。亚神经鞘神经胶质细胞个体大, 薄片状或立方形, 它们从中华蜜蜂刚孵化的 1 龄幼虫时就存在, 在胚后发育过程中, 很少看到它们的分裂增殖。到了幼虫发育中期(L3), 在亚神经鞘神经胶质的外部有许多小的扁平或长方形的神经胶质出现, 它们是神经鞘神经胶质。神经鞘神经胶质从 3 龄幼虫以后开始分裂增殖, 一直存在到成虫。与中华蜜蜂类似, 红头丽蝇 *Calliphora erythrocephala* 的亚神经鞘神经胶质也出现在幼虫发育早期(Lane and Swales, 1978), 但是果蝇出现得较早(Edwards and Meinertzhagen, 2010), 在胚胎发育末期即已产生(Ito *et al.*, 1995)。从 2 种表面神经胶质的数量来看, 神经鞘神经胶质多于亚神经鞘神经胶质, 并且在成年蜜蜂的神经系统中, 很少能看到亚神经鞘神经胶质, 这可能是由于它们在胚后发育阶段很少分裂增殖的缘故。

皮层关联神经胶质位于皮层的神经元细胞体之间, Ito 等(1995)在果蝇幼虫的腹神经索中观察到一种皮层神经胶质——细胞体神经胶质(cell body glia, CBG), 这种神经胶质在中华蜜蜂 SOG 的皮层中也能看到。它们的细胞核和细胞体非常不规则, 细胞质延伸突起充满相邻的神经细胞之间的空隙。皮层神经胶质细胞的来源现在还不清楚, 但是它们数量的增加至少有一个途径, 就是在胚后发育过程中进行细胞自身的分裂增殖。这种增殖活动可以为胚后期新产生的大量神经元细胞体提供充分的新陈代谢支持, 同时也对它们进行适当的空间约束(Awasaki *et al.*, 2008)。

神经纤维网关联神经胶质也可分为 2 种类型: 鞘状神经胶质(ensheathing glia)和类星形神经胶质(astrocyte-like glia)。对于不同的昆虫种类, 神经纤维网关联神经胶质的名称有所差异。Sohal 等(1972)将其称为 II 型神经胶质(type II glia)和 III 型神经胶质(type III glia), Meyer 等(1987)将其称为界面神经胶质(interface glia)和神经纤维网神经胶质(neuropil glia), Oland 等(1999)将其称为简单神经纤维网神经胶质(simple neuropil glia)和复合神经纤维网神经胶质(complex neuropil glia)。但是无论名称如何, 这 2 种神经胶质中的一种类型位于皮层和神经纤维网的分界面或者环绕神经纤维网的边缘

区, 包裹神经纤维网; 另一种类型延伸神经胶质突起进入神经纤维网, 同突触形成联系。这 2 种类型的神经胶质在中华蜜蜂的 SOG 都能看到, 并且在刚孵化的 1 龄幼虫的 SOG 神经纤维网周围, 已经能够看到鞘状神经胶质的存在。

Ito 等(1995)将果蝇腹神经索中的神经纤维网关联神经胶质分为界面神经胶质(interface glia)和中线神经胶质(midline glia)。界面神经胶质相当于鞘状神经胶质(Meyer *et al.*, 1987), 但是他没有提到类星形神经胶质。通过甲苯胺蓝染色, 在中华蜜蜂蛹发育的第 2 天, 明显显示了类星形神经胶质的存在。果蝇的中线神经胶质同神经纤维网神经连锁相关联。中线神经胶质细胞体比较大而圆, 它们的胞质在中线有限地延伸, 覆盖神经纤维网神经连锁中间的部分。在中华蜜蜂 1 龄幼虫 SOG 两个神经纤维网半球的中间, 也能够看到有中线神经胶质的存在。从它们的位置以及状态上看, 它们可能在胚胎期就已经形成, 随着神经纤维网进一步发育, 它们向两边移动, 最终位于神经连锁的前部和后部。但是在其他昆虫种类, 没有提及中线神经胶质的存在。

参考文献 (References)

- Abercrombie M, 1946. Estimation of nuclear population from microtome sections. *Anat. Rec.*, 94: 239–247.
- Awasaki T, Lai SL, Ito K, Lee T, 2008. Organization and postembryonic development of glial cells in the adult central brain of *Drosophila*. *J. Neuroscience*, 28(51): 13742–13753.
- Breidbach O, Urbach R, 1996. Embryonic and postembryonic development of serial homologous neurons in the subesophageal ganglion of *Tenebrio molitor* (Insecta: Coleoptera). *Microscopy Research and Technique*, 35: 180–200.
- Budnik V, White K, 1988. Catecholamine-containing neurons in *Drosophila melanogaster*. Distribution and development. *J. Comp. Neurol.*, 268: 400–413.
- Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, Liang GW, Song DL, 2001. General Entomology. China Agricultural University Press, Beijing. 106–111. [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦, 2001. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社. 106–111]
- Edwards TN, Meinertzhagen IA, 2010. The functional organisation of glia in the adult brain of *Drosophila* and other insects. *Progress in Neurobiology*, 90: 471–497.
- Harzsch S, Dawirs RR, 1994. Neurogenesis in larval stages of the spider crab *Hyas araneus* (Decapoda, Brachyura): proliferation of neuroblasts in the ventral nerve cord. *Roux's Arch. Dev. Biol.*, 204: 93–100.
- Ito K, Urban J, Technau GM, 1995. Distribution, classification, and development of *Drosophila* glial cells in the late embryonic and early

- larval ventral nerve cord. *Roux' s Arch. Dev. Biol.*, 204: 284 – 307.
- Kerkut GA, Gilbert LI, 1985. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Vol. 5: Nervous System, Structure and Motor System. Pergamon Press, New York. 198 – 213.
- Kutsch W, Breidbach O, 1994. Homologous structures in the nervous systems of Arthropoda. *Adv. Insect Physiol.*, 24: 1 – 113.
- Lane NJ, Swales LS, 1978. Changes in the blood-brain barrier of the central nervous system in the blowfly during development, with special reference to the formation and disaggregation of gap and tight junctions. I. Larval development. *Dev. Biol.*, 62: 389 – 414.
- Li ZY, Xi GS, 2011. Observation of neurogenesis and programmed cell death in the mushroom bodies of the honeybee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae) using immunohistochemistry method. *Acta Entomologica Sinica*, 54(6): 657 – 663. [李兆英, 奚耕思, 2011. 基于免疫组织化学方法的中华蜜蜂蕈形体胚后发育过程中细胞增殖和凋亡的观察. 昆虫学报, 54(6): 657 – 663]
- Meyer MR, Reddy GR, Edwards JS, 1987. Immunological probes reveal spatial and developmental diversity in insect neuroglia. *J. Neurosci.*, 7: 512 – 521.
- Oland LA, Marrero HG, Burger I, 1999. Glial cells in the developing and adult olfactory lobe of the moth *Manduca sexta*. *Cell Tissue Res.*, 297: 527 – 545.
- Rehder V, Bicker G, Hammer M, 1987. Serotonin-immunoreactive neurons in the antennal lobes and suboesophageal ganglion of the honeybee. *Cell Tissue Res.*, 247: 59 – 66.
- Scholtz G, 1992. Cell lineage studies in the crayfish *Cherax destructor* (Crustacea, Decapoda): germ band formation, segmentation and early neurogenesis. *Roux' s Arch. Dev. Biol.*, 202: 36 – 48.
- Schwabe T, Bainton RJ, Fetter RD, Heberlein U, Gaul U, 2005. GPCR signaling is required for blood-brain barrier formation in *Drosophila*. *Cell*, 123: 133 – 144.
- Sohal RS, Sharma SP, Couch EF, 1972. Fine structure of the neural sheath, glia and neurons in the brain of the housefly, *Musca domestica*. *Cell Tissue Res.*, 135: 449 – 459.
- Stork T, Engelen D, Krudewig A, Silies M, Bainton RJ, Klämbt C, 2008. Organization and function of the blood-brain barrier in *Drosophila*. *J. Neurosci.*, 28: 587 – 597.
- Tyrer NM, Gregory GE, 1982. A guide to the neuroanatomy of locust suboesophageal and thoracic ganglia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297: 91 – 123.

(责任编辑: 武晓颖)